УДК 595.773.4

В. А. Корнеев

РЕКЛАССИФИКАЦИЯ ПАЛЕАРКТИЧЕСКИХ TEPHRITIDAE (DIPTERA). СООБЩЕНИЕ I.

В статье конспективно изложены результаты анализа системы мух-пестрокрылок (Tephritidae) Земного шара применительно к палеарктической фауне. Первое сообщение содержит критический анализ важнейших признаков, используемых в надродовой систематике; дается оценка филогенетической полярности состояний ряда признаков Tephritidae. Особенностью пестрокрылок является высокий уровень гомоплазии (независимого развития сходных состояний признаков в неродственных группах), связанный с сильной адаптивной радиацией во многих таксонах внутри семейства, освоением одних и тех же субстратов представителями далеких родов и триб, а также исключительно высокой ролью элементов окраски в распознавании конспецифичных особей в брачном поведении.

Семейство Tephritidae представляет собой пример большой, сравнительно хорошо изученной, практически важной группы насекомых с яркими и разнообразными морфологическими признаками, плохо поддающейся разделению на соподчиненные таксоны и организации их в классификационные схемы, отражающие результаты ее филогенеза.

Мощная адаптивная радиация с заселением одних и тех же субстратов видами весьма удаленных родов, особенности межвидовой изоляции (ориентация на кормовое растение у фитофагов, сложное брачное поведение с узнаванием конспецифичных партнеров по ярко украшенным глазам, крыльям, груди и брюшку, консервативность и второстепенность для изоляции генитальных признаков) дают причудливую картину мозаичного распределения признаков, часто откровенно параллельного и конвергентного происхождения.

Проблемы надродовой классификации по-разному пытались решать М. Бецци (Bezzi, 1910; 1918; 1920); Ф. Гендель (Hendel, 1914; 1927); Э. М. Геринг (Hering, 1947); Х. К. Мунро (Munro, 1947; 1957a; 1985; Cogan, Munro, 1980) и, в последнее время, Д. Л. Хэнкок (Hancock, 1986a; 1986b), а также Р. Фут и А. Норрбом (Foote, 1967; 1980; Blanc, Foote, Norrbom, in press). Неоценим вклад Д. Э. Харди (Hardy, 1973; 1986a; 1987a; 1987b), описавшего большое количество австрало-азиатских таксонов и модифицировавшего системы Генделя и Геринга. Описание новых родов и новых признаков, однако, заставляет коренным образом пересмотреть существующие классификации с учетом новых гипотез о путях филогенеза семейства.

Я благодарю всех коллег, любезно снабдивших меня коллекционными материалами. Большая помощь была оказана проф. Д. Э. Харди (Prof. Dr. D. E. Hardy, University of Honolulu), проф. Ч. А. Корытковским (Prof. Dr. Cz. A. Korytkowski, Universidad de Panama) и д-ром Д. К. Мак-Алпайном (Dr. D. K. McAlpine, Australian Museum, Sydney), которые прислали мне копии труднодоступных работ по внепалеарктическим пестрокрылкам. Я очень признателен д-ру А. Л. Норрбому (Dr. A. L. Norrbom, USDA ARS Systematic Entomology Laboratory, Washington, D. C.), высказавшему свою точку зрения на классификацию семейства и любезно ознакомившему меня с рукописью главы будущей книги, в которой анализируется система тефритид применительно к фауне Неарктики; он же, а также д-р И. М. Уайт (Dr. I. M. White, Commonwealth Institute of Entomology, London), ознакомились с рукописью этой статьи (первоначально написанной на английском языке) и сделали ряд замечаний, дополнений и исправлений, за что я глубоко им благодарен. Я также выражаю признательность Е. П. Каменевой (Институт зоологии им. И. И. Шмальгаузена, Киев) за помощь, оказанную во время полевых сборов материала и на всех остальных стадиях подготовки работы.

Материал. Основными источниками материала, изученного в ходе работы, были коллекции пестрокрылок Института зоологии им. И. И. Шмальгаузена АН Украины (ИЗУ) и Зоологического музея Московского университета (ЗММУ) (материалы последнего любезно предоставлены А. И. Шаталкиным и А. Л. Озеровым). Многочисленные материалы были переданы для изучения или подарены следующими лицами (приведены аббревиатуры названий учреждений, являющихся владельцами материала): В. М. Ермоленко, А. Г. Котенко, М. А. Нестеров (ИЗУ); В. А. Рихтер, В. Ф. Зайцев (Зоологический институт, С.-Петербург) (ЗИН); д-р Циньцзян Вань (Dr. Xing-jian Wang, Institute of Zoology, Academia Sinica, Beijing) (IZAS); проф. Ен чун Квон (Prof. Dr. Yong Jung Kwon, Kyungpook National University, Taegu, Republic of Korea) (KPNU); д-р Р.-Э. Контрерас-Лихтенберг (Dr. R.-E. Contreras-Lichtenberg, Naturhistorisches Museum, Wien) (NHMW); д-р Б. Мерц (Dr. B. Merz, ETH Entomologisches Institut, Zürich); д-р А. Л. Норрбом (Dr. A. L. Norrbom, материалы из US National Museum, Washington) (USNM); д-р И. М. Уайт (Dr. I. M. White, материалы из Natural History Museum, London (ранее British Museum (Natural History) (NHML); д-р А. Фрейдберг (Dr. A. Freidberg, Tel-Aviv University) (TAU); д-р П. Харрис (Dr. P. Harris, Agriculture Research Station, Regina, Canada); д-р В. Шахт (Dr. W. Schacht, Zoologische Staatsammlung, München) (ZSSM); д-р Г. Шуман (Dr. H. Schumann, Zoologisches Museum der Universität zu Berlin) (ZMB).

Список цитированной литературы будет приведен в следующем сообщении.

Палеонтологические данные

Описаны 4 вида ископаемых пестрокрылок. *Tephritis antiqua* Heer из нижнего миоцена Хорватии имеет рисунок крыла, близкий к таковому у *Oedicarena* Loew и некоторых *Rhagoletis* Loew (Heer, 1849). ? *Oxyna pluvia* Durrenfeldt из плиоцена Германии несколько напоминает *Oxyna* R.-D. и *Icterica* Lw.; ? *Pseudacidia clotho* Korneyev, описанная из миоцена (караганский региоярус) Северного Кавказа, обнаруживает сходство в рисунке крыла только с рецентными Gastrozonini (*Taeniostola* Bezzi) (Durrenfeldt, 1968; Корнеев, 1982). *Ceratitis (Pterandrus) ? rosa* Karsch из танзанийского янтаря (? старше плейстоцена) близка к рецентному виду (Freidberg, 1991).

Как и другие акалиптратные семейства, древнейшие представители тефритоидных двукрылых известны пока не ранее олигоцена и, судя по всему, в мелу вообще не существовали. Отсюда представляются несостоятельными гипотезы о «гондванском» происхождении ряда современных родов (Hancock, 1986a).

Систематическое положение и взаимоотношения Tephritidae

Дендрограмма, показывающая филогенетические взаимоотношения тефритоморфных семейств, была представлена Дж. Ф. Мак-Алпайном (J. F. McAlpine, 1977) и может быть дополнена некоторыми аспектами положения семейств Pyrgotidae, Platystomatidae и Tephritidae. Поскольку у Pyrgotidae развиты (хотя и рудиментарны) парамеры, а наружные сурстили не причленены к эпандрию, тогда как и у Tephritidae, и у Platystomatidae сурстили всегда прочно слиты с эпандрием, а парамеры целиком исчезли, можно было бы заключить, что сестринской группой Tephritidae являются Platystomatidae. Остаются, однако, неясными отношения между такими таксонами, как Tachiniscidae, Toxurinae (Pyrgotidae), Trapherinae, Plastotephritinae (Platystomatidae) и Tephritidae. Слабая изученность первых четырех таксонов (и прежде всего, терминалий) не позволяет пока с уверенностью определить степень родства между ними и остальными тефритоидеями этой ветви.

Таксономические признаки взрослых тефритид

Используя в качестве сравниваемых внешних групп (outgroups) семейства Platystomatidae (особенно из генерализованных подсемейств Plastotephritinae и Scholastinae), а в ряде случаев — и Otitidae (например, подсемейства Ulidiinae и Euxestinae), можно сделать заключения о филогенетической полярности некоторых признаков пестрокрылок, хотя в ряде случаев оценить состояние признака очень трудно, и для

этого зачастую приходится прибегать к дополнительным гипотезам, к допущению вторичной редукции структур, гомоплазии и т. п.

Голова. Передние or у других тефритоидей расположены всегда в задней 1/3—1/4 лба, поэтому положение этих щетинок на уровне середины длины лба можно уверенно рассматривать как апоморфный признак, появляющийся независимо у Acanthonevrinae и некоторых Tephritinae (*Noeeta* R.-D.). Так как настоящие fr в близких семействах отсутствуют, невозможно сказать, какое их расположение и количество плезиоморфно. Этот признак часто непостоянен на видовом уровне, и, вероятно, нередко состояние признака может возникать вновь (3 fr — 2 fr — 2+1 fr — 3 fr у Tephritinae).

Глазковые щетинки хорошо развиты у значительной части Otitidae (во всех подсемействах), но отсутствуют у очень многих Platystomatidae (однако, хорошо развиты, например, у *Rivellia* spp.); рудиментарные oc или их полное отсутствие — всегда апоморфия; в то же время можно допустить и другую полярность этого признака: умеренно развитые oc — плезиоморфия, крепкие длинные oc — апоморфия.

Грудь. В близких семействах проплевральные, или, точнее, проэпистернальные щетинки (ppl, или prepst) не выражены, но часто развиты длинные проплевральные волоски. В пределах Tephritidae ppl известны лишь у *Ortalotrypeta* Hendel и *Xarnuta* Walker (2 пары) из субтропиков и тропиков Азии, а также у неотропического *Hexachaeta* Hendel (1 пара).

В пределах семейства очень обычна редукция некоторых групп щетинок (pprn, ac, kepst, scut), но с точки зрения таксономии интересны случаи возникновения «лишних» щетинок: 2 pprn у *Blepharoneura* Loew и *Ortalotrypeta*, ipa у многих Acanthonevrini, *Ortalotrypeta, Blepharoneura, Xarnuta, Griphomyia* Hardy, от 2+1 пар scut у Acanthonevrini, *Ortalotrypeta, Griphomyia* и *Blepharoneura,* до 2+3 пар scut у *Xarnuta.* В большинстве случаев сверхкомплектные щетинки обнаружены у видов с сильно развитыми волосками, поэтому следует с осторожностью делать филогенетические заключения ввиду высокой вероятности гомоплазий и среди этих признаков.

Исходным числом щитковых щетинок для Tephritidae я склонен считать две, а не три пары, хотя у Platystomatidae (в разных подсемействах) более обычны виды с 6 scut. В пределах Otitidae нормальным является наличие 4 scut. У Tephritidae ни гомопластичность этого признака, ни монофилетичность групп с 6 scut строго доказать нельзя; в пределах рода *Acanthonevra* Mcq. наблюдается также и редукция 3-й пары scut.

Покрытый тонкими и длинными волосками кататергит (=плевротергит p. p.) рассматривается обычно как синапоморфия *Ptilona* Wulp, а также Euphrantini и Adramini; не исключено, однако, что и этот признак подвержен гомоплазии.

Крыло. Субкостальная жилка, изогнутая под углом в 90° и прерванная у вершины, как и перерыв костальной жилки у места их слияния — важнейшие признаки семейства Tephritidae. Тот факт, что у Phytalmiinae, включая *Matsumurania* Shiraki, sc изогнута под углом 120—140°, и не прерывается при впадении в c, давал основание противопоставлять фитальмиин остальным пестрокрылкам. Однако, у многих Acanthonevrini, Gastrozonini, Ceratitini и др. можно видеть полностью развитую sc до места впадения в c; в то же время тупой излом sc у вершины, по-видимому, объясняется общей вытянутостью крыла и тела у видов, имеющих сильное сходство с перепончатокрылыми.*

Жилка r_{4+5} у большинства Platystomatidae и Tephritidae покрыта волосками сверху, и их отсутствие — обычно апоморфия; в то же время появление волосков на других жилках (*Themara, Blepharoneura,*

* По сообщению А. Норрбома, такая же форма sc встречается у систематически далеких от них *Toxotrypana* Gerst., тоже миметирующих oc.

Hexachaeta, Soita) и на нижней поверхности r_{4+5} также носит апоморфный, хотя нередко гомопластичный характер.

Крыловой рисунок как признак обладает низкой ценностью в связи с более чем многочисленными случаями, когда однотипный и даже идентичный крыловой рисунок обнаруживается в очень отдаленных друг от друга таксонах. Даже крыловой рисунок очень сложного типа, как, например, у рода *Noeeta* R. - D., известен за пределами трибы, к которой он принадлежит, у Schistopterini (Tephritidae: Tephritinae), *Quasirhabdochaeta* Hardy (Tephritidae: Acanthonevrinae), а также у *Rhegmatosaga* Frey (Platystomatidae) и *Noeetomima* Enderlein (Lauxaniidae), причем этот последний род вообще не относится к тефритоидеям. Тем не менее, филогенетическая полярность типов крылового рисунка ясна в большинстве триб и подсемейств тефритид.

Существуют две основные противоположно направленные тенденции в развитии крылового рисунка: 1) нарастание меланизации: от полосатого рисунка (как у *Oedaspis* Loew) — к *Aciura*-образному (черному с прозрачными краевыми врезками) или половинчатому рисунку (черному в передней и прозрачному в задней половине крыла), а затем от *Aciura*-образного — к *Euaresta*-образному (с большим числом краевых врезок); 2) демеланизация: от полосатого рисунка — к совершенно прозрачному крылу, либо от широко меланизированного рисунка — к неправильно-сетчатому, или мультимакулярному рисунку (с большим числом беспорядочно расположенных светлых пятнышек во внутреннем поле крыла, как, например, у *Eutreta* Loew, *Orotava* Frey и *Enoplopteron* de Meijere), и далее от сетчатого (*Orotava*) — к полосатому (*Sphenella* R.-D., *Cryptophorellia* Freidberg et Hancock).

Брюшко. Многие признаки гениталий самцов, как, например, детали строения гланса эдеагуса и форма базифалла, структура аподемы эдеагуса и т. п., имеют очевидную ценность в надродовой таксономии пестрокрылок, но остаются слабо изученными у внепалеарктических родов.

У самок церки, отделенные от 8-го тергита швом, являются отчетливо плезиоморфным состоянием признака, тогда как колющие и режущие типы яйцекладов, как и в других семействах тефритоидей, присущи специализированным фитофагам и являются апоморфиями, а не наоборот, как считал Хэнкок (Hancock, 1986a).

Личиночные признаки

Признаки личинок тефритид в значительной мере адаптивны к типу пищевого субстрата. Нарчук (1979) показала на примере различных семейств циклораф наличие сходных наборов личиночных признаков а) у сапрофагов и неспециализированных фитофагов; б) листовых минёров и стеблевых буравников и в) галлообразователей и семеедов. Когда во многих случаях (*Myoleja* Rond., *Vidalia* R. - D.) личинки переходят к карпофагии, они сохраняют черты, характерные для минирующих видов, что позволяет говорить в этом случае о первичности минирования для Trypetini.

Как было недавно показано Л. Кэролл (Caroll, 1986), тонкие признаки, такие как ультраструктура сенсилл, представляют интерес для надродовой таксономии. Однако, на сегодняшний день, только для видов, личинки которых были описаны М. Н. Кандыбиной (1977), известны многие важные детали строения. Остальные описания неполны или неточны.

Особенности экологии

Вплоть до последнего времени тефритиды-сапрофаги известны не были. Затем Кривошеина (1982), Харди (Hardy, 1986), Додсон и Дэниелс (Dodson, Daniels, 1988) сообщили о том, что виды *Acanthonevra*

 ISSN 0084-5604. Вестн. зоологии. 1992. № 4. 1-88

M c q., *Dacopsis* H e r i n g, *Diarrhegma* B e z z i, *Phytalmia* G e r s t., *Rioxa* W l k. и *Themara* W l k. развиваются в гниющей древесине; отсюда следует, что первое сообщение Хилла (Hill, 1921) о развитии *Termitorioxa termitoxena* (B e z z i) в галереях термитников не является необычным, и что этот субстрат питания свойствен многим генерализованным группам пестрокрылок.

Самки сапроксило- и сапрофлеофагов всегда имеют церки, отделенные от 8-го сегмента швом; церки несут длинные щетинки, и самки не прокалывают субстрат, а используют естественные щели и скважины в субстрате.

Виды многих родов связаны с зарослями злаков из трибы бамбуковых (Bambusoideae) по всему западному побережью Тихого Океана от Курильских островов до Новой Гвинеи, доходя на запад до Индии. *Polyara* W l k., *Robertsomyia* H a r d y, *Acroceratitis* H e n d e l, *Acrotaeniostola* H e n d e l, *Phaeospilodes* H e r i n g, *Taeniostola* B e z z i и *Pseudacrotoxa* H e r i n g были выведены из молодых побегов бамбука, а многие другие роды собирались в бамбучниках кошением (Hardy, 1983; 1986; 1988), включая *Ptilona* W u l p и *Paragastrozona* S h i r a k i (последняя на *Sasa*, или курильском бамбуке). Самки некоторых из них имеют церки, отделенные швом от 8-го тергита, но у большинства церки и 8-й сегмент слиты. Такое сочетание личиночного питания и морфологического признака имеет отчетливую филогенетическую полярность, показывая, что питание в бамбуках — один из наиболее примитивных модусов фитофагии у Tephritidae; поскольку оно известно в нескольких довольно отдаленных таксонах, то вероятно, что оно могло появиться и независимо.

Карпофагия (питание сочными плодами) известно у *Dirioxa* H e n d e l (в этом случае плоды, как правило, поражены грибными болезнями, и лучше говорить о схизокарпофагии), *Clusiosoma* M a l l o c h, *Cheesmanomyia* M a l l o c h и *Blepharoneura* L o e w (Acanthonevrinae), некоторых Adraminae, Ceratitini, большинства Dacinae и Toxotrypaninae, а среди Trypetinae — у большинства Carpomyiini и некоторых Trypetini (группа родов, близких к *Anomoia*). У первых трех родов церки самок не слиты с 8-м тергитом и, значит, карпофагия появляется в пределах Acanthonevrinae, представленных сапрофагами, независимо от остальных плодовых пестрокрылок; у *Anomoia* W l k., *Myoleja* R d. и *Chetostoma* R d. сохраняется характерное для минеров специализированное строение «лицевой маски» (Кандыбина, 1977), что дает основание говорить о независимом от других Trypetinae происхождении карпофагии от минирования листьев в пределах трибы Trypetini.

Листозые минеры и стеблевые буравники представлены преимущественно в трибе Trypetini, а за её пределами минёры листьев неизвестны; стеблевые буравники встречаются также среди Euphrantini, Zaceratini, Plioreoceptini и Terelliini; личинки Trypetini и двух последних триб имеют редкие сетчатые парастомальные бороздки, типичные для минёров. Стеблевые буравники из трибы Terelliini встречаются в родах, составленных главным образом антокарпофагами, а такого рода смена ниши, очевидно, является результатом конкурентных отношений между видами, заселяющими корзинки сложноцветных растений: все Terelliini, развивающиеся в стеблях, откладывают яйца в соцветия, и лишь на 2-й стадии личинка уходит в стебель.

Антокарпофаги, личинки которых питаются в цветочных бутонах и соцветиях (соплодиях), известны среди Acanthonevrinae (некоторые *Blepharoneura*), Ceratitini (*Capparimyia* B e z z i, *Paraceratitella* H a r d y и, возможно, *Neoceratitis* H e n d e l), Euphrantini (*Rhacochlaena ortalidina* P o r t s c h.), Trypetinae (*Acidoxantha* H e n d e l) и многочисленных Tephritinae. Особенности строения *Rh. ortalidina* чрезвычайно близки к таковым у других видов рода, развивающихся в плодах (Ермолаев, Кандыбина, Тобиас, 1980; Кандыбина, 1977).

Личинки антокарпофагов из подсемейства Tephritinae развиваются преимущественно в соцветиях Asteraceae (исключая большинство Aciurini, некоторых Platensinini и Schistopterini). Околоротовые бороздки у Terelliini и Xyphosiini сетчатые и хорошо развитые (Кандыбина, 1970), в то время как личинки Oedaspidini, Myopitini, Tephritini и Noeetini (в том числе у видов, не образующих галлов) лишены этих бороздок, как и большинство личинок других пестрокрылых, развивающихся в галлах.

Галлообразующие виды встречаются среди Trypetinae (*Notomma* Bezzi), указаны для Trypetini (*Anomoia ogloblini* (Blanchard)), но не известны больше ни для одной другой группы пестрокрылок, кроме Tephritinae, где галлообразователи известны сегодня практически во всех трибах и группах родов, исключая лишь Terelliini.

Ряд видов пестрокрылок известен в качестве инквилинов в галлах других насекомых, причем обычно они представлены в родах или группах видов, недавно перешедших к карпофагии, и развиваются на растениях того же рода, что и близкородственные им карпофаги: *Parastenopa elegans* (Blanchard) — в галлах псиллид на *Ilex* (близкие виды из группы *Anomoia — Myoleja* в Новом Свете связаны тоже с *Ilex*) (Freidberg, 1984), *Chetostoma stackelbergi* Rohd.— в галлах пилильщиков на *Lonicera* (А. Г. Зиновьев, неопубликованные данные) (*Ch. centinuans* Zia развивается в плодах *Lonicera*). *Rhacochlaena toxoneura* Loew и близкий к ней вид *Rh. transmontana* Ito развиваются в галлах *Pontania* spp. на *Salix* (Kopelke, 1984; А. Г. Зиновьев, неопубликованные данные), в значительной мере напоминающих по форме и цвету вишни, в которых развивается ближайший к ним вид *Rh. japonica* Ito.

Брачное поведение. Поведение пестрокрылок перед спариванием состоит из серии показов рисунка глаз, крыльев и тела потенциальному партнёру; это — один из наиболее важных механизмов узнавания партнёрами друг друга (Rotheray, 1986) и, вероятно, межвидовой изоляции. Генитальные признаки становятся основным изолирующим механизмом лишь в группах, где рисунок крыла вообще отсутствует (White, 1989).

Наличие половых феромонов и стридуляционного аппарата известно пока лишь в группах, состоящих преимущественно либо из сапрофагов, либо из многоядных фитофагов (Acanthonevrinae, Ceratitinae, Dacinae и Toxotrypaninae) (Bateman, 1982; Nation, 1975; Fitt, 1982). Фитт (loc. cit.) описывает выворачивание терминалий самца, сопряженное с быстрыми вибрациями крыльев у *Paraceratitella eurycephala* Hardy. Возможно, что половые феромоны образуются у самцов анальными железами, или папиллами, подобным таковым у Gastrozonini; у самцов многих Ceratitini и Dacini церки также необычно велики. Другим вероятным источником феромонов является плевральная мембрана брюшка (Pritchard, 1967).

Достоверных данных о наличии или отсутствии половых феромонов у других пестрокрылок нет; во всяком случае, особенности поведения, которые могут быть связаны с их действием, у Trypetinae и Tephritinae менее проявлены и, возможно, распространены не так широко; лишь для *Spathulina tristic* Loew указывается, что раздувания плевральных мембран и «стригущие» движения крыльями могут служить для переноса феромона (Freidberg, 1982). Принято считать, что важнейшими стимулами, определяющими половой контакт двух конспецифичных особей высокоспециализированных фитофагов, являются химические компоненты растения-хозяина. Во всяком случае, спаривание обычно происходит на нём.

Дальнейшее изучение этологических признаков может в будущем разрешить проблему разграничения Ceratitinae и Trypetinae и их происхождения.

Подражательные признаки. Многочисленные виды

Phytalmiini, Adraminae, Dacinae и Toxotrypaninae имеют отчетливо продолговатую форму тела, крыльев и антенн, обычно также сочетающуюся с чёрно-желтой окраской тела и почти полным отсутствием рисунка на крыльях. Предполагается, что эти виды имитируют жалящих перепончатокрылых; их сходство вполне очевидно и сильно, однако специальных исследований в этом направлении не проводилось. Это внешнее сходство, между прочим, было причиной искусственного объединения всех таких видов в подсемейство Dacinae s. lat. (Hendel, 1914; Hering, 1941; 1947).

Исследованиями последнего времени было показано, что тефритиды подражают территориальному поведению пауков-скакунов (Salticidae), покачивая расправленными перпендикулярно к оси тела крыльями, на которых имеется клешневидный или полосатый рисунок (Mather, Roitberg, 1987; Greene, Orsak, Whitman, 1987). Интересно наблюдение П. И. Мариковского о том, что *Goniurellia tridens* с расправленными крыльями напоминает двух муравьев, тянущих ношу в разные стороны. Этим, возможно, и объясняется частая встречаемость таких рисунков крыльев среди неродственных родов Acanthonevrinae, Ceratitinae, Toxotrypaninae, Trypetinae и Tephritinae.

Другой морфологический признак, явно связанный с мимикрией,— это склеротизированный метаторакальный посткоксальный мостик, появляющийся у представителей родов, миметирующих ос и имеющих длинное стебельчатое брюшко; этот признак известен для Phytalmiini, Adramini, а также за пределами семейства — у Platystomatidae (Angitulinae) и у некоторых Syrphidae. Поэтому таксономический вес этого признака гораздо ниже, чем считалось подчас (McAlpine, Schneider, 1978; Hardy, 1986 b).

Иммунология. Китто (Kitto, 1983) показал, что *Toxotrypana* Gerst. и *Anastrepha* Schiner ближе друг к другу, чем к Ceratitinae или Trypetinae. Дальнейшее сравнительное изучение в этом направлении может разрешить некоторые проблемы взаимоотношения ряда таксонов, обладающих большим внешним сходством, например, Ceratitini, Carpomyini, Oedaspidini и т. п.

Географическое распространение

В Палеарктике, как и в остальных регионах Старого Света, встречаются представители всех таксонов ранга подсемейства. В то же время для Неарктики, Неотропики и, в определенной мере, для Австралии (без Новой Гвинеи) характерна значительная дефектность фаун: так, в Неарктике нет Acanthonevrinae, Phytalmiinae и аборигенных Dacinae; в Неотропике, однако, Acanthonevrinae представлены единственным родом *Blepharoneura,* принадлежащим к продвинутой группе родов, имеющей, вероятно, субциркумтропический ареал. Особенностью фаун обеих Америк является наличие нескольких небольших эндемичных таксонов ранга трибы (или группы родов). Число и объем эндемичных таксонов этого ранга в Палеотропике (с Новой Гвинеей) неясны, поскольку надродовые таксоны в пределах этих фаун в основном не определены. В Палеарктике эндемичными надродовыми таксонами являются монотипная триба Plioreoceptini и несколько неописанных еще триб и подтриб (монотипных, либо небольших по объему); субэндемична также триба Ortalotrypetini, большинство видов которой известны из Сычуани и Восточного Тибета, один — из Японии и о. Тайвань и еще один — из горных районов Северного Индокитая.

Современные ареалы надродовых таксонов в известной степени отражают пути филогенеза семейства и могут быть дополнительными свидетельствами в некоторых филогенетических построениях, однако ни в коем случае не решающими.

Так, например, отсутствие в Неарктике Dacinae (с Gastrozonini и Ceratitini), малая представленность здесь Euphrantini (широко пред-

ставленных в Юго-Восточной Азии), при разнообразии Carpomyiini и ряда Tephritinae и в Палеарктике, и в Неарктике, не означает молодости первых и древности последних двух таксонов. Следует учесть, что проникновение через Берингию из одной области в другую, доступное более молодым группам из умеренного пояса, оказалось неосуществимым для более древних групп, чье распространение ограничено субтропиками и тропиками.

Институт зоологии АН Украины
(252601 Киев)

Получено 21.12.90

Рекласифікація палеарктичних Tephritidae (Diptera). Повідомлення 1. Корнєєв В. А.— Вестн. зоол., 1992, № 4.— Аналітичний огляд класифікацій родини в обсязі всесвітньої фауни з оцінкою значущості морфологічних та біологічних ознак, якими обгрунтовуються класифікаційний та філогенетичний підходи до надродової таксономії.

Reclassification of the Palaearctic Tephritidae (Diptera). Communication 1. Korneyev V. A.— Vestn. zool., 1992, N 4.— An analysis of the tephritid fly worldwide classifications with regard to the Palaearctic fauna. Certain characters being used for supra-generic taxonomy are critically considered. Phylogenetic polarity of some characters state is evaluated. Tephritid flies are rather peculiar in respect to some character homoplasies frequently occurring. This is related to strong adaptive radiation in many taxa, to similar feeding substrate shared by very different and non-related genera and species, as well as to importance of the body colour and wing pattern in recognition by conspecific individuals during mating behaviour.

УДК 595.773.4

М. Г. Кривошеина

ОБЗОР ПАЛЕАРКТИЧЕСКИХ ДВУКРЫЛЫХ РОДА PELINA (DIPTERA, EPHYDRIDAE) С ОПИСАНИЕМ ДВУХ НОВЫХ ВИДОВ

Согласно последним данным род *Pelina* Curtis представлен в Палеарктике 5 видами (Cogan, 1984). Ревизия коллекционных материалов Зоологического института Российской Академии Наук (Санкт-Петербург — ЗИН) и Зоологического музея Московского университета (ЗММУ) позволила расширить состав этого рода до 11 видов, из которых 2 описываются как новые в настоящей статье. Типы новых видов хранятся в ЗИН и в ЗММУ.

Автор выражает искреннюю признательность д-ру Шуману (Dr. H. Schumann, Zoologisches Museum an der Humboldt-Universität zu Berlin), любезно предоставившему типовые и коллекционные материалы по роду *Pelina* для изучения.

Pelina Curtis, 1837

Типовой вид *Notiphila aenea* (Fallen, 1813).

Диагноз. Средних размеров, 3—3,8 мм, черные мухи, в бронзовом, золотистом, сером и серебристом опылении. Ротовое отверстие небольшое, без щетинок по краю, лицо не выступает или слегка выступает за основания усиков, лицевой бугорок, если имеется, не выдается вперед за край ротового отверстия. Ариста опушена в основании. Щетинки ог и ос имеются, лицевые щетинки располагаются в 1—2 ряда, верхняя щетинка каждого ряда более сильная. Крылья — С доходит до M_{1+2}, ta расположена практически на уровне точки слияния R_1 и C. Отношение длин отрезков R_{4+5} от точки впадения R_{2+3} до точки влияния с ta к от-